Česká zemědělská univerzita v Praze

Fakulta agrobiologie, potravinových a přírodních zdrojů

Katedra obecné zootechniky a etologie

Úloha laterality mozku v agonistickém chování jelena evropského II

Diplomová práce

Autor práce: Bc. Adéla Jirsová

Vedoucí práce: prof. Ing. Luděk Bartoš, DrSc.

© 2016 ČZU v Praze

Čestné prohlášení

Prohlašuji, že svou diplomovou práci "Úloha laterality mozku v agonistickém chování jelena evropského II" jsem vypracovala samostatně pod vedením vedoucího diplomové práce a s použitím odborné literatury a dalších informačních zdrojů, které jsou citovány v práci a uvedeny v seznamu literatury na konci práce. Jako autorka uvedené diplomové práce dále prohlašuji, že jsem v souvislosti s jejím vytvořením neporušil autorská práva třetích osob.

V Praze dne 7.4.2016 _____

Poděkování

Ráda bych touto cestou poděkovala vedoucímu mé bakalářské práce prof. Ing. Luďku Bartošovi, DrSc., za umožnění psaní práce pod jeho vedením, za velice cenné informace a rady a za možnost pracovat ve Výzkumném ústavu živočišné výroby v Praze, Uhříněvsi. Dále bych chtěla poděkovat panu Vratislavu Kšádovi za pomoc při zpracování videí. Poděkování patří i Ondřeji Holbojovi, za umožnění natáčení videí v oboře Zátoň a za pomoc s natáčením.

Úloha laterality mozku v agonistickém chování jelena evropského II

Souhrn

Tato diplomová práce se ve své teoretické části zabývá úlohou laterality mozku jelena evropského (*Cervus elaphus*) při agonistickém chování. Agonistickému chování, zejména tedy soubojům mezi samci v období podzimní říje, je věnována velká část rozsahu literární rešerše. Souboje jsou přísně ritualizované a samci se při nich řídí jasně danými pravidly. V poslední době se začíná u zvířat stále častěji pozorovat úloha laterality mozku a ukazuje se, že obzvlášť v agonistických interakcích může hrát významnou roli. Lateralita mozku je funkce jedné, či druhé hemisféry při určitých činnostech. Hlavním tématem práce je zda lateralita ovlivňuje souboje jelena evropského.

Výzkumná část práce probíhala v oboře Zátoň, kde byly pořizovány videonahrávky soubojů mezi jeleny v říji. Dále byly využity videozáznamy z farem Podlesko a Žalany a z obory Milešov. Tyto záznamy byly zpracovávány v programu Noldus Observer, kde bylo analyzováno, který z jelenů byl iniciátorem souboje a jeho pozice k soupeři, resp. kterým okem byl vnímán soupeř při začátku, ale i v průběhu souboje. Data byla dále statisticky vyhodnocena v programu SAS (verze 9.4, SAS Institute Inc.). Byla pozorována silná tendence k tomu, že vítěz je také iniciátorem interakce. Šance, že vítězem bude iniciátor, byla oproti tomu, že by jím byl recipient, 15 krát větší. Iniciátor odhaduje svou možnost v souboji vyhrát, proto nedovolí souboj ukončit dříve, než dojde na fyzické střetnutí. Bez ohledu na charakter chování přistupoval iniciátor ke svému soupeři pravděpodobněji na pravé oko. Také při paralelním pochodu a při přímém fyzickém souboji byl statisticky signifikantně prokázán přístup iniciátora k recipientovi z pravé strany. Jelikož jeleni souboje trénují v období celého roku, tak poté i při říji informace zpracovává levá hemisféra, která řídí rutinní záležitosti. Lze tedy říci, že souboje jelenů v říji jsou natolik časté, kdy se uplatňuje rutina používání paroží jako zbraně, a proto zde pozorujeme preferenci pravé strany.

Klíčová slova: lateralita, mozek, agonistické chování, jelen evropský

Role of laterality in agonistic behaviour of red deer II

Summary

The theoretical part of this diploma thesis deals with the role of brain laterality of red deer (*Cervus elaphus*) in agonistic behaviour. Therefore, the largest part of the review of published scientific outcome is devoted to the agonistic behaviour, namely it focuses on the fights between males during the autumn rut. Battles are strictly ritualized and males adhere to strict rules. The role of laterality in animals is being recently studied and the outcomes so far indicates that, particularly in agonistic interactions the laterality may play a significant role. Brain lateralization is simply a preference for one or the other hemisphere in certain activities. The main topic of this thesis is how laterality affects combat of red deer.

The research part took place in a deer-park Zátoň where the duels between stags in rut were recorded. We also used videos from farms Podlesko and Žalany and a deer-park Milešov. These records were processed in the program Noldus Observes, with emphasis placed on the facts which deer was the initiator of the fight and his position to opponent, or with which eye the opponent was perceived at the beginning, but also during the fight. Data were statistically evaluated in SAS software (version 9.4., SAS Institute Inc.). We observed a strong tendency that the winner also initiates the interaction. Chance, that the winner will be the initiator, was compared to recipient 15 times higher. Initiator estimates his option in the battle to win, so he does not let the duel quit before it comes to physical confrontation. Regardless of the character of the behaviour initiator approached his rival more likely on right eye. There was statistically significant demonstrated initiator access to the recipient from the right side in parallel walk as well as in direct physical engagement. As stags train fights during the whole year, so even in the rut are information processed by the left hemisphere, which controls the routine affairs. We can say, that the deer fights during the rut are so frequent, when applies the routine of using antlers as a weapons and therefore we observe right side preference.

Key words: laterality, brain, agonistic behaviour, red deer

Obsah

1 Úvod 8

2 Cíl práce 9

2.1 Hypotéza 9

3 Literární rešerše 10

3.1 Jelen evropský (*Cervus elaphus*) 10

3.1.1 Zoologické zařazení 10

3.1.2 Evoluce jelena evropského 10

3.2 Paroží 11

3.2.1 Funkce paroží 11

3.2.2 Fyziologická regulace růstu 12

3.2.3 Rohy vs. parohy 13

3.3 Říje 14

3.3.1 Průběh souboje 17

3.4 Lateralita 18

3.4.1 Lateralizované chování u zvířat 19

3.4.2 Úloha laterality při agonistických interakcích 20

3.4.3 Úloha laterality mozku u vybraných druhů zvířat 22

3.4.3.1 Daněk evropský (*Dama dama* Linnaeus, 1758) 22

3.4.3.2 Kůň domácí (*Equus ferus caballus* Linnaeus, 1758) 23

3.4.3.3 Kůň Převalského (*Equus ferus przewalskii* Poliakov, 1881) 23

3.4.3.4 Dželada (*Theropithecus gelada* Rüppell, 1835) 24

3.4.3.5 Kur domácí (*Gallus gallus f. domesticus* Linnaeus, 1758) 24

4 Metody a způsob pozorování 26

4.1 Obora Zátoň 26

4.2 Zaznamenávání soubojů 27
4.3 Zpracování videozáznamů 28
4.4 Analýza dat 30
4.4.1 Definice používaných výrazů 30
5 Výsledky 31
6 Diskuze 35
7 Závěr 37
8 Seznam použité literatury 38

1 Úvod

Jelen evropský (*Cervus elaphus* L.) je společensky žijící sudokopytník z čeledi jelenovitých, který se přirozeně vyskytuje na území České republiky. Sociální, reprodukční a s tím související i agonistické chování se u jelena evropského opakuje v ročních cyklech. Na první pohled zjevným důkazem sezónního opakování je růst a shazování paroží, které je u jelena evropského výsadou pouze samců. Každoročně probíhající podzimní říje, při které dochází k častým interakcím mezi samci, je v této práci podrobně popsána.

O lateralitě, či lateralizaci mozku v souvislosti s agonistických chováním bylo v posledních letech vydáno několik publikací. Lateralita neboli preference jedné z mozkových hemisfér, kde každá má své specifické funkce a je používána při jiných životních situacích a aktivitách, byla zkoumána například u koní, primátů nebo také u daňků evropských, kteří jsou blízcí příbuzní jelena evropského. Jelikož i u těchto jelenovitých dochází k ritualizovaným soubojům, při kterých můžeme zřetelně pozorovat preference jedné, či druhé strany, a tyto souboje mají podobnou strukturu jako u jelenů, jsou v této práci porovnávány naše výsledky s výsledky na daňcích.

2 Cíl práce

Tato diplomová práce navazuje na úspěšně obhájenou bakalářskou práci a cílem je podstatně doplnit a analyzovat videonahrávky soubojů jelena evropského z hlediska laterality mozku. Teoretická část je zaměřena zejména na agonistické chování jelenovitých a na problematiku laterality mozkových hemisfér.

2.1 Hypotéza

Jelen, který se rozhodne eskalovat souboj až do fyzického útoku parožím, bude útočit na svého oponenta ze své levé strany.

3 Literární rešerše

3.1 Jelen evropský (*Cervus elaphus*)

3.1.1 Zoologické zařazení

Říše: živočichové (*Animalia* Linnaeus, 1758)

Kmen: strunatci (*Chordata* Bateson, 1885)

Podkmen: obratlovci (*Vertebrata* Cuvier, 1812)

Třída: savci (*Mammalia* Linnaeus, 1758)

Řád: sudokopytníci (*Artiodactyla* Owen, 1841)

Podřád: přežvýkavci (*Ruminantia* Scopoli, 1777)

Čeleď: jelenovití (*Cervidae* Goldfuss, 1820)

Rod: jelen (*Cervus* Linnaeus, 1758)

Druh: jelen evropský (*Cervus elaphus* Linnaeus, 1758)

(Laštůvka et al., 1996)

3.1.2 Evoluce jelena evropského

Cervidae byli vždy poutáni hlavně k mírnému podnebnému pásu, i když se postupně rozšířili i do tropů. Jelenovití se poprvé odlišili od žirafovitých v oligocénu. Nejstarší formy byly malého nebo středního vzrůstu a samci měli dlouhé řezáky (Flerov, 1952). První praví jelenovití se objevili v časném miocénu v Eurasii zhruba před dvaceti miliony let a podobali se dnešnímu kabaru pižmovému *(Moschus moschiferus* Linnaeus, 1758). Druhy, které již periodicky shazovaly paroží, nacházíme ve středním miocénu, kdy se muntžaci široce vyskytovali v Eurasii (Viret, 1961). Pravděpodobně v průběhu této periody se poprvé jelenovití rozšířili z bažinatých houštin do sušších lesních oblastí (Flerov, 1952). Ve vrchním miocénu začali euroasijští jeleni obsazovat otevřená stanoviště a živit se travnatými rostlinami a v pozdním miocénu, či časném pliocénu se vyvinuli identifikovatelní předci rodů Cervus a Axis. Zřetelný pohlavní dimorfismus charakteristický pro mnoho dnešních druhů jelenů pravděpodobně datujeme do této doby. V pozdním pliocénu druhy rodu Cervus vykazovaly progresivnější komplikovanost paroží, v důsledku vyústění horních výsad, měly jednoduchou

korunu tvořenou vidličkou, vyskytovaly se v Eurasii a blízce připomínaly dnešního jelena evropského (Beninde, 1937; Flerov, 1952). V pozdním pleistocénu byli jeleni v Evropě mnohem větší než jedinci téhož druhu v současné době (Beninde, 1937; Walvius, 1961). Velikost těla zřejmě dosáhla tohoto vrcholu v průběhu posledního zalednění (Delpech a Suire, 1974) a do dnes postupně klesala (Cameron, 1923).

Dnešní vlastní jeleni (Cervini) jsou poměrně diverzifikovanou skupinou, ve které je 8 rodů a 21 druhů, z nichž 15 je uvedeno v seznamu ohrožených druhů IUCN. Zejména členění rodu *Cervus*, kam patří i jelen evropský, je velmi problematické na druhové úrovni. Centrem vzniku těchto jelenů byla zřejmě střední Asie, odkud se šířili na východ i na západ. V dnešní době jsou jednoznačnými samostatnými druhy jelen bělohubý (*Cervus albirostris* Przewalski, 1883), sika (*Cervus nippon* Temminck, 1838), wapiti (*Cervus canadensis* Erxleben, 1777), který jako jediný žije i v Severní Americe, jelen středoasijský (*Cervus yarkandensis* Blanford, 1892) a jelen evropský, který se vyskytuje v Evropě až po Ural, na Blízkém východě a též sporně v severozápadní Africe (Pluháček, 2012). Dříve byly poddruhy wapitiho považovány za poddruhy jelena evropského, například ještě Ellerman a Morrison-Scott (1951) nebo Corbet (1978) uvádějí, že je běžné považovat jelena evropského za stejný druh jako jelena wapiti. Dnes však již víme, že wapiti má naopak blíže k sikovi. Na základě porovnávání podobnosti mitochondriální DNA víme, že k osamostatnění předka jelena evropského od jeho asijských příbuzných došlo asi před 800 tisíci let (Pluháček, 2012).

3.2 Paroží

3.2.1 Funkce paroží

Proč mají jeleni paroží? Parohy jsou pro samce nákladné na vyprodukování (Ullrey, 1983), takže cena, za jejich vlastnictví by měla být kompenzována zvýšenou fitness (Clutton-Brock, 1982). Ale jak? Fitness je v současné biologii chápáno jako reprodukční úspěšnost genetického organismu, měřená jako proporcionální reprezentace z jedné generace na druhou. Individuální fitness je úspěšnost jednotlivce v předávání kopií svého genotypu do dalších generací, v poměru k ostatním genotypům (Immelmann a Beer, 1989). Parohy jsou popisovány jako sekundární pohlavní charakteristika, ale nacházíme je pouze u samců (s výjimkou soba polárního (*Rangifer tarandus* Linnaeus, 1758)) (Clutton-Brock, 1982). Clutton-Brock (1982) uvádí několik nejčastějších vysvětlení: parohy jsou používány k defenzívě vůči predátorům; parohy ukazují dominanci ostatním samcům; parohy jsou znaky, které využívají samice k posouzení genetické kvality samce; parohy jsou používány

jako zbraně při vnitrodruhových soubojích. Další nepotvrzené teorie jsou, že parohy slouží jako sezónní rezervoár minerálů, nebo že jsou používány na odvod tepla (Clutton-Brock, 1982; Goss, 1983).

Feldhamer a McShea (2012) uvádějí, že primární funkcí paroží, což je hlavní charakteristika jelenů, je jejich využití při ritualizovaných soubojích mezi samci, které určují dominanci v hierarchii při páření a interpretují samicím jejich fitness. Sociální úspěšnost je důležitá i v době, kdy je paroží v růstu, jelikož růst stimuluje a tudíž nejvíce dominantní jedinci mají i největší a nejvíce rozvětvené paroží (Bartoš a Bubenik, 2011; Bartoš et al., 2012). Také Clutton-Brock (1982) píše, že důkazy podporují pouze teorii, že parohy se vyvinuly v první řadě jako zbraně agrese, ale určité sekundární funkce se mohly vyvinout současně. Tento názor se shoduje s teorií navrženou Berglundem et al. (1996), týkající se dvojího užitku struktur, jako jsou parohy, jako „výzbroj a ozdoby“. To znamená, že se parohy mohly vyvinout primárně jako zbraně, používané ve vnitrodruhových soubojích mezi samci, ale sekundárně mohou být užitečným signálem pro samice a tak pro pohlavní výběr (Kruuk et al., 2002; Bartoš a Bahbouh, 2006). Protože jsou parohy fyziologicky náročné na produkci (Ullrey, 1983), tak když jednou dosáhnou dostatečné velikosti k použití, jako indikátor věku a fenotypové kvality, budou selektovány relativně větší parohy. Alternativně, parohy mohou být příkladem principu handicapu v pohlavním výběru, kde je velké paroží poctivým indikátorem samčí kvality, právě protože je nákladné na produkci. Tudíž samci, kteří si mohou dovolit produkovat relativně velké parohy, mohou být přednostně selektovány samicemi pro svou reprodukci (Zahavi, 1975).

Na paroží je unikátní jeho schopnost regenerace. Rostoucí paroh je nejmasivněji rostoucí blastém (skupina nediferencovaných buněk) ze všech regeneračních systémů. Avšak regenerace paroží, stejně jako nohou a ocasů u obojživelníků, je zahajována v zahojené epidermální ráně (Goss, 1983).

3.2.2 Fyziologická regulace růstu

Fyziologická regulace může být vykonávána různými cestami. Růst parohu může být zahájen, když koncentrace „liberálního“ faktoru dosáhne minima, nebo když koncentrace „represoru“ klesne pod tento práh (Price et al., 2005). Hormony produkované v jedné části těla mohou být přenášeny krví, aby ovlivňovaly procesy uvnitř jiného orgánu. Testosteron je dobrým příkladem; je produkován ve varlatech a nadledvinách a stimuluje parožní kmenové buňky k produkování pučnic v průběhu prvního roku samce (Goss, 1983). Dále jsou zde

lokalizovány hormony a jsou zde syntetizovány růstové hormony, které jsou uvolňovány z endokrinních buněk, jenž ovlivňují sousední buňky. Jako příklad můžeme uvést kyselinu retinovou (derivát vitamínu A), která může pomáhat při regulaci buněčné diferenciace v rostoucím parohu (Allen et al., 2002; Price a Allen, 2004). Testosteron a kyselina retinová mají přímý dopad na růst paroží. Jsou zde i další hormony s nepřímými efekty, jako je luteinizační hormon, který stimuluje produkci testosteronu v Leydigových buňkách varlat. A konečně je zde i nesčetně hormonů bez přímého efektu, které ale podporují růst paroží, jako jsou thyroidní hormony (hormony štítné žlázy) sloužící k udržování rychlosti metabolismu a kalcitonin s parathyroidním hormonem, které regulují rovnováhu vápníku (Bubenik, 1990b).

Růst paroží, vytloukání lýčí, vlastní paroh a jeho shazování probíhá přibližně v ročním cyklu. Specifické časování těchto událostí je ovlivňováno fotoperiodismem, tím stejným mechanismem, jako samičí pohlavní cyklus. Existence endogenního každoročního cyklu byla evidována i u jedince jelence běloocasého (*Odocoileus virginianus* Zimmermann, 1780), který se narodil bez očí. I když nikdy neměl zrak pro snímání změn fotoperiody, vykazoval v dospělosti 373-378 denní každoroční cyklus růstu paroží (Jacobson a Waldhalm, 1992).

3.2.3 Rohy vs. parohy

Již Aristotelovi byl známý fakt, že „pravé rohy“ jsou produktem kůže a „jelení rohy“ vznikly jako výčnělky kostí a tím pádem nejsou homologní (Peck, 1965). Navzdory tomu, jsou často rohy a parohy v laické veřejnosti považovány za stejný výraz (Bubenik, 1990a). Parohy se od rohů zásadně liší. Jsou to rozvětvené struktury, což rohy nejsou. Parohy jsou složeny z pevné mrtvé kosti, zatímco tvrdost rohů je tvořena horní vrstvou zrohovatělých epidermálních buněk. Parohy jsou každoročně obnovovány v apikálních růstových centrech, naopak rohy jsou permanentní struktury (s výjimkou rohů vidloroha amerického *Antilocapra americana* Ord, 1815). Rohy i parohy jsou spolu s dalšími kefalickými výrůstky, jako jsou kly a kůží pokryté parůžky žiraf (*Giraffa camelopardalis* Linnaeus, 1758), často dimorfickými přívěsky, sloužícími jako zbraně a orgán, kterým se odráží sociální život jejich nositelů (Goss, 1983).

Názor, že rohy i parohy byly vyvinuty přírodní selekcí primárně jako zbraně, který můžeme nalézt jak u Démokrita, tak u Darwina, přetrvává i v současných zoologických systematických a behaviorálních interpretacích. Možná i tato dřívější představa a zároveň nesprávný termín pro rohy a parohy v latině (kde je pro obojí výraz cornus), vedly Linného k tomu, aby zařadil rohaté i parohaté přežvýkavce do jednoho podřádu. Tato chyba a

nedostatek behaviorálního poznání mohou být za Darwinovým tvrzením, že pokud je samec vybaven zbraněmi, které se nevyskytují u samic, tak zde nemůže být pochyb o tom, že jsou určeny pro souboje s jinými samci a byly vyvinuty pohlavním výběrem a předány pouze samcům (Bubenik, 1990a).

3.3 Říje

Na rozdíl od laní, samci neinvestují tolik energie do jednotlivých potomků a jejich reprodukční úspěšnost je limitována principiálně jejich schopností získat přístup k příslušníkům opačného pohlaví. Jelikož se samice shlukují do skupin, je pro samce možné monopolizovat si přístup ke značnému počtu samic a dochází zde k intenzivnímu soupeření o harémy mezi samci během podzimní říje. Úspěšnost samce v rozmnožování úzce souvisí s jeho schopností kontrolovat chování ostatních zvířat – samic, mladých samců, kteří se snaží dostat se k laním z harémů starších samců, a ostatních zralých samců. Přímé soupeření kvůli laním jsou běžné mezi zralými samci a souboje jsou časté a nebezpečné. Za těchto okolností se dá očekávat velmi pečlivý přístup jelena ke svým soupeřům a k souboji přistoupí pouze v případech, kde je velká šance, že vyhraje (Parker, 1974).

Koncem srpna začínají být dospělí samci nad pět let navzájem stále více intolerantní a po polovině září se začínají samčí skupiny fragmentovat. Jeden po druhém opouštějí svá obvyklá teritoria, někteří se přesunují přímo do svých tradičních říjných areálů (Lincoln a Guinness, 1973), jiní tráví pár dní o samotě na periferii areálu, než se přesunou do své říjné oblasti. Dospělí samci se málokdy pokusí vytvořit harém okamžitě a v průběhu prvních pár dní po příchodu do říjné oblasti se mění jejich tolerance vůči ostatním samcům. Během této doby někteří samci systematicky vyvolávají souboje s rivaly podobného postavení. Takové souboje jsou zřídka způsobené sporem o nějaký konkrétní zdroj a jsou celkově kratší než následné souboje. Pouze jeleni, kteří dosáhli plné dospělé hmotnosti, jsou schopni udržet velké harémy (Clutton-Brock et al., 1982). Výzkum hormonálních změn na počátku pohlavní aktivity u jelenů ukazuje, že hladina testosteronu strmě stoupá. Zvýšená koncentrace testosteronu spouští vytloukání a následuje sezónní zvětšování varlat a vývin hřívy a svalů na krku (Lincoln et al., 1970; Goss, 1963). Avšak další hormony jsou také zapojeny (Fletcher a Short, 1974) a načasování říjného chování je způsobeno také environmentálními faktory, jako je fotoperioda (Jaczewski, 1954; Goss, 1969a,b), vůní samic a minulou zkušeností z říje (Lincoln et al., 1972).

Jak dospělí samci tráví více času se skupinami laní, tak se od nich vzdalují méně a méně a zůstávají více v říjné oblasti (Lincoln a Guiness, 1973). Přesunují se pouze, když se celý harém přesouvá na nové pastviny nebo do bezpečí. Jeleni tráví většinu roku v mládeneckých skupinách, které se v polovině srpna rozpadnou a jednotlivci se přesouvají individuálně do své tradiční říjné oblasti. Jeleni v říji přijímají potravu velmi omezeně (Clutton-Brock et al., 1982). Clutton-Brock at al. (1982) v jejich rozsáhlém výzkumu mimo jiné zjistili, že jeleni se v létě pasou asi 44% denní doby a v říji je to pouze do 5% času.

Velká schopnost komunikace s ostatními členy stáda je typická pro společenské savce. Akceschopnost a vitalita celého společenství se zvýší prostřednictvím systému gest a držení těla. Hlavními výrazovými prostředky jsou u laní i jelenů směr pohledu, postoj ušních boltců, hlavy a těla, otevírání očí a zdvihání ocasu (Bartoš, 1982). Clutton-Brock et al. (1982) uvádějí jednotlivé druhy chování a interakcí, ke kterým dochází v průběhu říje. Těmi jsou:

- Troubení – hluboký hrdelní zvuk. Na jeden výdech může jelen troubit jednou, ale klidně až desetkrát. Jde o druh vokalizace dospělého samce jelena v období říje (McElligott a Hayden, 1999).
- Hukání – série krátkých „štěků“ typicky směřovaných na mladé jeleny, těsně potom, co byli vyhnáni.
- Rytí parožím – jelen přehrabuje zem a vegetaci pomocí paroží, často to postříká močí a následně se v tom převaluje.
- Otírání – jelen, který aktuálně ovládá harém, obyčejně tře svou bradu, paroží nebo preorbitální žlázy o výrazné předměty, jako jsou například kameny, kmeny stromů nebo plot v oborách.
- Kalištění – jelen se válí v kališti, často zároveň močí a otírá se o okolní vegetaci.
- Flémování – po očichání laně, anebo místa, kde laň močila, jeleni někdy flémují – zvedají hlavu a přetáčejí nahoru horní ret.
- Očichávání a olizování – jeleni často přistupují k ležícím laním a olizují jim zadní část hlavy a krk, postupně se dostávají k hlavě zepředu a olizují okolí slzníků. Toto může být doprovázeno pokusem očichávat a olizovat okolí báze ocasu. Může to trvat i několik minut a obvykle je ukončeno tím, že se laň postaví a odejde pryč. Poté jelen běžně očichává a olizuje trávu, kde předtím laň odpočívala. Laně často močí když leží a to umožňuje jelenovi detekovat feromony obsažené v moči.

- Nahánění - jeleni se často snaží vracet laně, které chtějí opustit jejich harém, tak, že odcházejí pryč. Jelen je nahání typicky se vztyčenou hlavou a poskakuje tuhou chůzí. Hlava jelena je pod úhlem ke směru pohybu a oči jsou napůl zavřené. Pokud laň vytrvává v pokusech opustit harém, jelen ji může hrozit snížením paroží nebo rychlým kopnutím přední končetinou a může na ní štěknout. Laně, které jsou naháněny, bývají téměř pořád na periferii harému. Ve více než 90% pozorovaných případech se laň vrátila do středu harému, pokud byla naháněna jelenem (Clutton-Brock et al., 1982).
- Dotírání – jeleni často honí laně na krátké vzdálenosti v rámci harému. V průběhu těchto honiček jelen kluše za laní s nataženým krkem a občas vystrkuje jazyk. Honička končí, když jelen přestane, podle všeho ztratí zájem a poté obvykle následuje troubení.
- Naskakování – pouze laně v říji dovolí samci naskočit (Clutton-Brock et al., 1982). Pářící sekvence obvykle zahrnují několik naskočení až po dobu jedné hodiny či více (Morrison, 1960). Ejakulace může být lehce identifikována náhlým doražením jelena do vzpřímené polohy, které obvykle posune laň o několik kroků dopředu.
- Odbíjení – jeleni se snaží vytlačit mladé jeleny nebo své rivaly, kteří se přibližují k jejich harému, nepřetržitou chůzí proti nim. Odbíjení definujeme, jako případy, kdy se jelen, který právě „vlastní“ harém přiblíží k jinému jelenovi a ten ustoupí (Clutton-Brock et al., 1982).
- Paralelní pochod – jde o ritualizované chování (Clutton-Brock et al., 1979) kdy poté, co se jeden jelen přiblíží k druhému, může se tento pár začít pohybovat velmi strnulou chůzí, kdy chodí paralelně vedle sebe, typicky 2-20 metrů od sebe. V této fázi mívají zježenou srst, jejich kroky jsou pomalé, pravidelné a strnulé (Clutton-Brock et al., 1982). Také se to nazývá odpichovaný krok, vyznačující se vysoko zdvihanými toporně napjatými běhy, který je výrazem hrozby (Škaloud, 2014). Paralelní chůze obvykle zahrnuje několik otáček (Clutton-Brock et al., 1982). Pokud po předchozím paralelním pochodu následuje další paralelní pochod nebo paralelní pochod následuje po souboji, nazýváme ho sekundárním paralelním pochodem (Bartoš et al., 2007).
- Iniciace – jeden z jelenů sníží své paroží, otočí se vůči oponentovi a spouští tím fyzický kontakt. Střetnutí paroží často následuje tak rychle, že identifikace iniciátora souboje je často obtížná.

- Souboj – dva jeleni se zaklesnou parožím a přetlačují se sem a tam, příležitostně se uvolní – pokud soupeři souboj přeruší, odvrací od sebe hlavu a presentují tak „pohled mimo“ (Bartoš, 1982), až je jeden zahnán rychle dozadu (Clutton-Brock et al, 1982). Je to střet mezi samci, nejčastěji parožím, kdy navzájem dělají výpady nebo skáčou. Paroží je zablokováno do paroží oponenta a protivníci se přetlačují a velmi energicky a důrazně soupeří (McElligott et al., 1998).
- Pronásledování – dospělí jeleni stíhají, či honí špičáky a mladé jeleny pryč od svého harému, tím, že se rozběhnou přímo proti nim a často je sledují, dokud nejsou více než 100 metrů od harému. Honičky končí, když se silnější jelen zastaví a otočí se zpět k harému. Jelen často končí honičku vykopnutím přední končetinou nebo oběma najednou a následuje troubení. Někdy také jeleni vyhánějí pryč z harému kolouchy a dokonce roční laně. Vyhánění kolouchů musí být pro jelena nejistou výhodou, protože pokud odejdou, jejich matky je mohou často následovat (Clutton-Brock et al., 1982).

3.3.1 Průběh souboje

Souboje mezi samci jsou běžnou součástí jelení říje. Časté konflikty jsou vyčerpávající, střetnutí bývají riskantní a mohou vést ke zraněním nebo i ke smrti (Bartoš et al., 2007). Souboje jsou považovány pro jednotlivce za velmi nákladné chování z hlediska času a energie (Briffa a Hardy, 2013).

Agresivní chování u jelenů pozorujeme především u samců v období říje. V průběhu vrcholu říje se většina soubojů odehrává mezi dospělými jeleny, nicméně mladí jeleni se občas střetnou mezi sebou a příležitostně vyzvou dospělého jelena, který v danou chvíli vlastní harém, zejména až ke konci říje. Postup agonistických interakcí mezi dvěma dospělými samci jelena je poměrně hodně stabilní a je striktně respektován oběma oponenty. Během říje začínají souboje mezi samci ritualizovanými zvuky a postoji (Clutton-Brock et al., 1979; 1982). Velkou úlohu při tom hraje postavení ušních boltců, někdy následuje hrozba zvednutou hlavou, skřípáním zubů nebo „syčením“ (Bartoš, 1982). Poté následuje paralelní pochod, což může vést k souboji se zaklesnutými parohy a k přetlačování. Střetnutí může být ukončeno po jakékoli z těchto fází (Clutton-Brock et al., 1979; 1982). Samci jelenovitých bojují prostřednictvím paroží, a to

většinou čelním střetem s následným přetlačováním. Přitom se snaží soupeře pootočit a odhalit mu bok, aby jej mohli do něj bodnout (Škaloud, 2014).

Clutton-Brock et al. (1982) popisují typický průběh souboje, kdy se vyzyvatel přiblíží na 200 až 300 metrů k držiteli harému a začnou na sebe troubit po dobu několika minut, poté se vyzyvatel ve většině případech stáhne. Pokud se vyzyvatel přiblíží na 100 metrů ke svému oponentovi, souboj opět pokračuje troubením obou ze soků, ale poté ve většině případech přechází do paralelního pochodu. Při té oba velmi napjatě pochodují tam a zpět, typicky v pravém úhlu ke směru, ze kterého přišel vyzyvatel. V jakémkoli momentu v průběhu paralelního pochodu může každý ze soupeřů vyvolat kontakt otočením hlavy a snížením paroží směrem na svého oponenta. Oponenti téměř vždy akceptují tuto výzvu, rychle se otočí a zaklesnou se navzájem parohy. Oba se poté snaží důrazně tlačit a pokoušejí se soupeře otočit, aby získali výhodu. V průběhu dlouhých soubojů se soupeři občas na pár vteřin oddělí, ale jsou včas připraveni v souboji pokračovat, když jeden z nich sníží paroží. Souboj trvá do té doby, než je jeden s jelenů zatlačen rychle dozadu, přeruší kontakt a uteče. Vítěz zřídka prožene poraženého více než 10 až 20 metrů.

3.4 Lateralita

Lateralita mozku, jakožto asymetrie mozkových hemisfér se typicky vyskytuje ve článcích, či kapitolách učebnic humánní anatomie, ale v poslední době toto téma stále více nacházíme v kapitolách o základech jazyka a dalších kognitivních procesech (Tommasi, 2009). Kognitivní procesy či kognitivní funkce definujeme jako psychické procesy a operace, pomocí nichž jedinec poznává svět a sebe sama. Patří mezi ně vnímání, pozornost, představivost, paměť, myšlení a řeč. Všechny tyto procesy se uskutečňují v lidském mozku a moderní neurovědy poskytují stále více informací o tom, která část mozku se podílí na uskutečňování jednotlivých kognitivních funkcí a jaká je neuronová podstata takových dějů (Syka, 2006). Ještě v sedmdesátých letech minulého století se mělo za to, že lateralizovaný mozek má pouze člověk a že mu umožňuje vlastnosti jako je používání srozumitelného jazyka, praváctví a leváctví a další kognitivní schopnosti. Dnes už víme, že specializace mozkových hemisfér není pouze lidská vlastnost, ale že to můžeme pozorovat u mnoha jiných druhů obratlovců (Vallortigara et al., 1999). Lateralita je charakteristika mozku obratlovců, přičemž obě z mozkových hemisfér se specializují na zpracovávání různých druhů informací (Rogers a Andrew, 2002). Jiné zdroje uvádějí, že se jedná

o evolučně zachovaný rys obratlovců, ale i bezobratlých (Rogers, 2007; Frasnelli et al., 2012; Jozet-Alves et al., 2012).

Lateralita mozku, čili jeho asymetrie byla zjištěna u člověka i živočichů co se týče struktury, funkce a chování. Lateralita odráží evoluční, vývojové, dědičné, patologické a zkušenostní faktory. Mapování mozku může identifikovat a vizualizovat vzorce asymetrie v celých populacích, včetně jemných změn, které se vyskytují při nemoci, s věkem a v průběhu vývoje. Tyto a další nástroje ukazují velký příslib pro posuzování faktorů, které modulují kognitivní specializaci v mozku, včetně ontogeneze, fylogeneze a genetických faktorů mozkové asymetrie (Toga a Thompson, 2003).

Ve výzkumu, zaměřeném na člověka, je zpracování zkušeností a emocí považováno za lateralizované procesy, ale přesný podíl každé z hemisfér na emocionálním chování u lidí je stále ještě hodně debatován (Davidson, 1995; Demaree et al., 2005). Emoce jsou definovány jako krátké afektivní stavy v důsledku nějaké události (Désiré et al., 2002). Tím se také odlišují od dlouhodobých afektivních stavů, jako jsou nálady, či deprese. Samozřejmě jsou, ale emoce a nálady úzce propojeny a navzájem se ovlivňují (Mendl et al., 2010). Dvěma hlavními hypotézami o lateralizovaném emocionálním zpracování jsou tzv. hypotéza pravé hemisféry a hypotéza emoční valence (Demaree et al., 2005). První hypotéza navrhuje, že pravá hemisféra je dominantní ve všech emocionálních procesech (Tucker, 1981), naopak ta druhá říká, že pravá hemisféra dominuje při zpracovávání negativních emocí, zatímco levá při zpracovávání emocí pozitivních (Silbermann a Weingartner, 1986). Ačkoli bylo lateralizované zpracovávání emocí zkoumáno i u jiných živočichů, než je člověk, tak stále není jasné, jestli existuje pro všechny nějaký stejný vzor, který by potvrzoval jednu, či druhou hypotézu (Rogers, 2002). Ačkoli některé zdroje zpochybňují vědomé prožívání emocí u jiných obratlovců, než je člověk (Cabanac, 1999; Bermond, 2001), tak se tímto směrem ubírá mnoho odborníků. Výzkumy na toto téma se snaží ukázat nový pohled na zpracovávání emocí u zvířat a tím přispět ke zlepšení welfare, což je pohoda zvířat. Již některé dřívější studie ukázaly, že mozková lateralita může poskytovat mnoho užitečných poznatků ke zlepšení životních podmínek zvířat v oblastech, které se týkají zvířecí osobnosti, či ve zvládání stresu (Leliveld et al., 2013).

3.4.1 Lateralizované chování u zvířat

Zájem o lateralizované chování u zvířat se v posledních letech zvyšuje (Wells a Millsopp, 2009; Sankey et al., 2011; Austin a Rogers, 2012). Lateralizované chování

je myšleno tak, že odráží asymetrie mozku (MacNeilage et al., 2009; Rogers, 2010). Obě mozkové hemisféry se specializují na různé druhy informací (Rogers a Andrew, 2002) a bylo prokázáno, že zprostředkovávají agresivní interakce u řady druhů (Hews a Worthington, 2001; Austin a Rogers, 2012). Výzkumy ukazují, že levá hemisféra ovládá dobře zavedené modely chování prováděné v nestresových situacích, „rutinu“, zatímco pravá hemisféra reaguje na nečekané podněty a řídí útěk a další nouzové situace (Rogers, 2010; Sankey et al., 2011). Některé práce dokazují, že kontrola agresivního chování vykazuje podobný stupeň lateralizace mezi různými druhy obratlovců. U lidí a dalších obratlovců je agrese řízena v pravé hemisféře (Rogers, 2002). Vnímání okem souvisí s kontralaterální hemisférou, proto zvířata a samozřejmě i lidé, projevují strach nebo agresi, když podnět přichází z levé strany (Bisazza et al., 1998; MacNeilage et al., 2009; Austin a Rogers, 2012). V posledních desetiletích stále více studií ukazuje, že lateralizované mozkové funkce mají určité výhody, jako je možnost současně plnit různé úkoly (Rogers et al., 2004; Dadda a Bisazza, 2006).

3.4.2 Úloha laterality při agonistických interakcích

Výhoda laterality mozku při agonistických interakcích byla prokázána u mnoha druhů zvířat. Například dželady (*Theropithecus gelada* Rüppell, 1835), kur domácí (*Gallus gallus f. domesticus* Linnaeus, 1758) nebo ještěrky rodu anolis (*Anolis* Daudin, 1802) mají větší šanci zaútočit na soupeře, pokud se prezentují na svou levou stranu (Rogers et al., 1985; Deckel, 1995; Casperd a Dunbar, 1996). Tento stejný model byl pozorován i u některých druhů ryb, například u tzv. zebřiček, odborně dánio pruhované (*Danio rerio* Hamilton, 1822), (Ariyomo a Watt, 2013). Naopak jiné zdroje uvádějí, že u kostnatých ryb byla při agonistických interakcích pozorována preference pravého oka, což by znamenalo dominanci levé hemisféry (Bisazza a De Santi, 2003; Arnott et al., 2011).

U savců byla zkoumána lateralita mozku při agonistických reakcích zejména na primátech, několik studií bylo provedeno i na feralizovaných koních. Těmto druhům živočichů je věnována následující kapitola této práce. Hlavním tématem jsou jelenovití, u kterých dosud nebylo na toto téma provedeno příliš výzkumů. Souboje jelenovitých jsou velmi náročné na čas a vynaloženou energii, která by mohla být alternativně přesměrována na jiné činnosti (Briffa a Hardy, 2013). Protože by tato energie mohla být použita při činnostech zvyšující alternativní fitness (Payne a Pagel, 1996), tak se očekává, že jednotlivci budou přijímat strategie, které povedou ke snížení těchto nákladů. Jde například

o rozhodnutí o ukončení souboje v rané fázi interakce, což souvisí s tím, jak podrobné informace shromáždil a zpracoval jedinec o kvalitě soupeře (Enquist a Leimar, 1983; Briffa a Hardy, 2013). V průběhu soubojů oponenti signalizují svoji kvalitu pomocí činností, u kterých se předpokládá, že jsou poctivými ukazateli bojových schopností. Tyto činnosti stojí určité náklady (Maynard Smith a Harper, 2003). U vzájemného posuzování a porovnávání signálů se očekává, že soupeři určí navzájem svoji kvalitu. Nicméně, vzájemné hodnocení není jediným modelem, jak soupeři získávají informace o kvalitách toho druhého. Existuje stále více důkazů pro alternativu, kdy posuzuje kvality každý zvlášť. Soupeři posuzují pouze míru signalizace oponenta, bez porovnávání rozdílů (Arnott a Elwood, 2009). Avšak u obou forem hodnocení soupeře čekáme výhodu v zachování zdrojů, které budou využity jindy v souboji (Jennings, 2014).

Jeden z mechanismů, který usnadňuje přenos informací během souboje, je současné laterální zobrazení profilů těla. Během této přehlídky sladí oba soupeři svá těla paralelně k tomu druhému a chodí, či plavou (například u jelenů evropských, daňků evropských (*Dama dama* Linnaeus, 1758), či u dánia pruhovaného) společně po časově poměrně dlouhou, avšak proměnlivou dobu (Clutton-Brock et al., 1979; Enquist et al., 1990; Jennings et al., 2003; Bartoš et al., 2007). Předpokládá se, že tyto rituální přehlídky slouží jednak k zastrašení soupeře a také k získání informace o velikosti a tím i konkurenceschopnosti každého ze soupeřů, tedy jejich zdroje určí jejich potenciál (Parker, 1974). Laterální zobrazení v průběhu agonistických interakcí tedy poskytuje jejich účastníkům schopnost posoudit kvalitu toho druhého (Jennings, 2012). Agonistické chování zahrnuje všechny typy chování související se soubojem, tedy útok, únik, hrozbu, obranu a usmíření. Zjednodušeně lze agonistické chování vysvětlit jako kontinuum chování od hrozby přes agresi až k submisi (Scott a Fredericson, 1951). Agonistické chování se uskutečňuje při střetnutí mezi jedinci téhož biologického druhu (Bartoš, 2012, pers. comm.). Ve chvíli, kdy jedinec získá dostatečnou informaci, může se rozhodnout ukončit souboj, buď vystupňováním intenzity, nebo naopak útěkem pryč od soupeře. Protože lateralita mozku zlepšuje zpracování komplexu kognitivních úkolů ve vizuální oblasti, je možné, že lateralizace poskytuje efektivní způsob k usnadnění posouzení kvality soupeře (Jennings, 2012). Protože je lateralita spojena s předvídatelným sociálním chováním, tak například směr, ve kterém jsou jednotlivci k sobě navzájem, může sloužit ke snížení agresivity (Baraud et al., 2009).

Je zde pozitivní vztah mezi zapojením se do soubojů a úspěšností při rozmnožování (Clutton-Brock et al., 1979; Jennings et al., 2013), proto chování, které ovlivňuje individuální

fitness, by mohlo předvídat lateralizaci, protože tento typ kognitivní vlastnosti je spojen s rozhodováním (Briffa a Sneddon, 2007). Takže lateralizace na úrovni populace by mohla nepřímo přispět ke stabilizaci hierarchie (Vallortigara, 2006).

3.4.3 Úloha laterality mozku u vybraných druhů zvířat

3.4.3.1 Daněk evropský (*Dama dama* Linnaeus, 1758)

Laterální prezentace paroží mezi samci daňků je nejspíš signálem individuální kvality, či pokus o ukončení, nebo alespoň dočasné přerušení souboje (Jennings et al., 2002). Pokud by se jednalo o signál individuální kvality, navrhli Jennings et al. (2002) ve svém výzkumu dvě fenotypové vlastnosti, které usnadňují přenos informací o kvalitě jednotlivce. Těmi jsou velikost paroží a jeho symetrie. Alternativní hypotézou bylo, že laterální prezentace paroží probíhá z důvodu odvrácení ohrožujícího postavení a může signalizovat neochotu k souboji. V tomto výzkumu se tedy autoři zaměřili na to, jestli dospělý samec daňka evropského využívá laterální prezentaci při souboji jako přehlídku velikosti a symetrie svého paroží, a zároveň zda-li míra, kterou samci předváděli paroží během souboje, souvisí s jejich schopností a šancí souboj vyhrát. Nenašel se zde žádný vztah mezi úrovní prezentace paroží a jeho velikostí a symetrií. Naopak daňci přednostně neukazovali větší paroží svému soupeři. U druhé otázky, jestli míra prezentace paroží souvisí s větší šancí na výhru, ukázala tato studie, že pokud samec více prezentoval své paroží během souboje, tak souboj častěji prohrál. Závěrem tedy je, že laterální prezentace bezpochyby slouží ke zmírnění průběhu a intenzity soubojů mezi dospělými samci daňka evropského. Není to však mechanismus k přenosu informace o kvalitě jednotlivce, ale jde spíše o oznámení, že se samec vyhýbá pokračování souboje. Mimo to výzkum zaznamenal behaviorální rozdíly ve způsobu prezentace paroží na konci souboje. Poražení měli tendenci se otočit od svého soupeře, ale vítězové napřahovali své paroží směrem k oponentovi na znamení, že by v souboji chtěli pokračovat (Jennings et al., 2002).

V následující práci od stejného týmu autorů bylo zjišťováno, zda lateralizace hraje roli při rozhodování o ukončení paralelního pochodu. Byly pozorovány souboje mezi jednotlivě identifikovatelnými samci daňka evropského. U těchto samců bylo zjištěno, že významně častěji ukončovali paralelní pochod, pokud docházelo k zobrazování jejich pravého boku nad levým a tím pádem statisticky nerovné rozhodnutí ukončit paralelní pochod právě v této situaci tedy prokázalo lateralizaci. Výsledky pozorování daňků prokázaly rostoucí tendenci ukazující pravostrannou preferenci při ukončení paralelního pochodu se vzrůstající délkou

těla. Také se ukázalo, že těžší samci ukončovali paralelní pochody dříve než ti lehčí. Zároveň bylo z výzkumu zjištěno, že lehčí samci měli větší tendence stupňovat paralelní pochod až do souboje. Tyto závěry dokazují vliv lateralizace na rozhodování o ukončení, či stupňování ritualizovaného souboje u různých druhů jelenovitých. (Jennings, 2012).

3.4.3.2 Kůň domácí (*Equus ferus caballus* Linnaeus, 1758)

Lateralizované chování bylo, mimo mnoho jiných druhů obratlovců, popsáno jak u koně domácího (Austin a Rogers, 2007), tak u feralizovaných koní domácích (Austin a Rogers, 2012). Pravá hemisféra je používána v nouzových situacích, jako je například únik před predátorem, nebo v některých sociálních interakcích, naopak levá v běžných situacích, které jsou založené na učení (Vallortigara et al., 2008; MacNeilage et al., 2009).

Některé studie na koních domácích naznačují, že trénování koní lidmi může ovlivnit oční preference. Například Sankley et al. (2011) zjistili, že netrénovaní koně vykazují levostrannou preferenci při projevech strachu a ohrožení při setkání s člověkem, zatímco trénovaní koně tuto preferenci nevykazují. Také klusáci, kteří jsou řízeni z obou stran, vykazují tendenci k používání levého oka, pokud se dívají na nový objekt. Ale například koně plemene Selle Français, se kterými se převážně manipuluje z levé strany, projevují pravostrannou preferenci (Larose et al., 2006).

Koně domácí také projevují preferenci jedné či druhé končetiny, kdy umisťují jednu přední končetinu před druhou při pasení. Toto se zdá, že je v závislosti na plemeni – pro příklad plnokrevníci a standardně chovaní dostihoví koně preferují pasení s levou přední končetinou před pravou, zatímco quater horse (neboli americký kovbojský kůň) žádnou preferenci neprojevuje (McGreevy a Rogers, 2005; McGreevy a Thomson, 2005). Wells a Blache (2008) říkají, že preference končetin může být ovlivněna tréninkem.

3.4.3.3 Kůň Převalského (*Equus ferus przewalskii* Poliakov, 1881)

U divokých koní je lateralita vyjádřena jako levooká náklonnost při agonistických interakcích s příslušníky stejného druhu. Zároveň jsou divocí koně více ostražití vůči podnětům přicházejícím z levé strany (Austin a Rogers, 2012). Bylo zjištěno, že tato tendence k levému oku je silnější při vyšších stupních agresivity a reaktivity (Austin a Rogers, 2014). U skupin dospělých divokých koní nebyla prokázána signifikantní preference končetin v průběhu pastvy, ale mladí divocí koně projevují individuální preference (Austin a Rogers, 2012).

Je možné, že šlechtění v průběhu téměř 6000 let domestikace (Bowling a Ruvinsky, 2000) změnilo lateralitu u předků koně a tato změna přetrvává v existujících divokých populacích (Austin a Rogers, 2014). Ačkoli genetické studie ukázaly, že koně Převalského pravděpodobně nejsou přímými předky koně domácího (Bowling et al., 2003), tak jsou tito koně cenným srovnáním mezi koňmi domácími a divokými (Austin a Rogers, 2014).

Autoři Austin a Rogers (2014) ve své práci pozorovali 33 koní Převalského žijících v přirozených sociálních podmínkách ve velké rezervaci ve Francii. Byla zde pozorována významná levostranná preference při agonistických interakcích uvnitř harému. Až 80% koní projevovalo lateralizované chování v odpovědích na útok. Jejich výsledky potvrzují, že pravá hemisféra kontroluje agresi a reakci na nové podněty.

3.4.3.4 Dželada (*Theropithecus gelada* Rüppell, 1835)

K determinaci preferencí zorného pole během agonistického a post-konfliktního chování byla stanovena orientační asymetrie u samců dželad (Casperd a Dunbar, 1996). V projektu autorů Casperd a Dunbar (1996) byly použity sekvence fotografií agresivních interakcí a záznamy zranění v obličeji. Ukázalo se, že oba oponenti používají v průběhu soubojů, hrozeb a v přístupu k soupeři signifikantně častěji svá levá zorná pole, než pravá. A zároveň míra upřednostňování levého zorného pole se mění s mírou negativních emocí. Při chování pozorovaném po konfliktu vykazoval levostrannou preferenci pouze vítěz. Tyto výsledky opět ukazují na funkci pravé hemisféry při agresivních a celkově silně emocionálních reakcích.

3.4.3.5 Kur domácí (*Gallus gallus f. domesticus* Linnaeus, 1758)

Jak uvádějí některé zdroje, dosud nebylo pozorováno lateralizované agresivní chování u jiných druhů ptáků, než je kur domácí (Rogers et al., 1985; McKenzie et al., 1998). U něho může být agresivní chování doprovázeno používáním levého oka, tedy zapojením pravé hemisféry (Rogers et al., 1985), ačkoli Vallortigara et al. (2001) uvádějí, že v průběhu agresivního chování jsou využívány různě obě oči. Pravé laterální pole je používáno během klování cizích kuřat, ne však těch, se kterými jedinec sdílí klec. McKenzie et al. (1998) došli k trochu jiným výsledkům, a to, že použitím pravého oka (levé hemisféry) dojde k inhibici klování sociálního partnera, zatímco když kuře používá levé oko, k této inhibici nedojde. Některé studie zjistily, že agresivní chování kuřat vzrůstá po ovlivnění levé hemisféry glutamátem (Howard et al., 1980; Deng a Rogers, 1997). Vzhledem k tomu, že glutamát

způsobuje změnu nervových drah, čímž zpomaluje normální funkci hemisfér, vypadá to, že levá hemisféra za normální situace inhibuje agresivní chování (Howard et al., 1980).

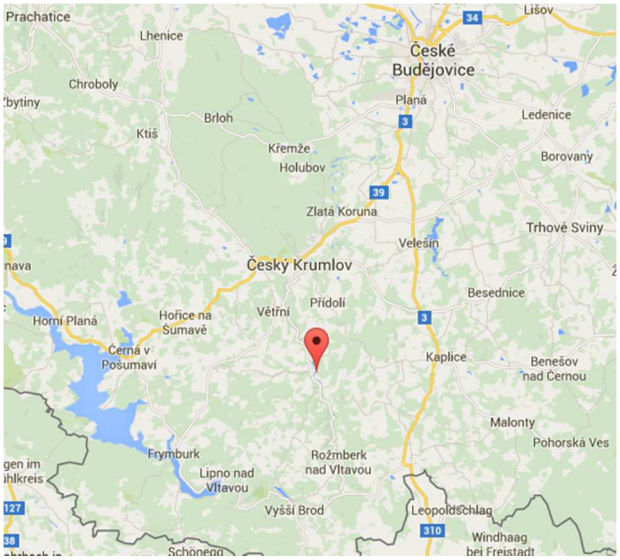
4 Metody a způsob pozorování

Videozáznamy byly pořizovány v oboře Zátoň a také byla do výzkumu použita videa, která byla poskytnuta Výzkumným ústavem živočišné výroby v Praze Uhříněvsi, oddělením etologie, se souhlasem k jejich zpracování. Tato videa jeleních soubojů pocházela z farem Žalany a Podlesko a dále z obory Milešov.

4.1 Obora Zátoň

Pozorovaná zvířata byli jeleni evropští chovaní v oboře Zátoň. Obora Zátoň se nachází v jižních Čechách, na pravém břehu řeky Vltavy mezi Vyšším Brodem a Českým Krumlovem. Nadmořská výška obce Zátoň je 531 metrů nad mořem. Díky této nadmořské výšce, je zde celoroční průměr teplot o něco nižší, než je průměr celé České republiky. Obora má rozlohu zhruba 20 hektarů.

Obrázek č. 1 - Obora Zátoň na satelitním snímku; převzato z <www.google.cz/maps>; upraveno pro potřeby práce © Adéla Jirsová



Obrázek č. 2 – Poloha obce Zátoň; převzato z <www.google.cz/maps>

V oboře je stabilně chováno zhruba 50 kusů jelení zvěře, z toho je 15 dospělých samců. Každoroční přírůstek činí 13 – 15 kusů a ten samý počet je vždy odebrán při podzimním odlovu. Stádo je celoročně přikrmováno.

4.2 Zaznamenávání soubojů

Pozorování probíhalo v průběhu říje na podzim roku 2015. První videozáznam byl pořízen dne 14.9.2015 a poslední pak 17.10.2015. Souboje byly natáčeny na digitální fotoaparát.

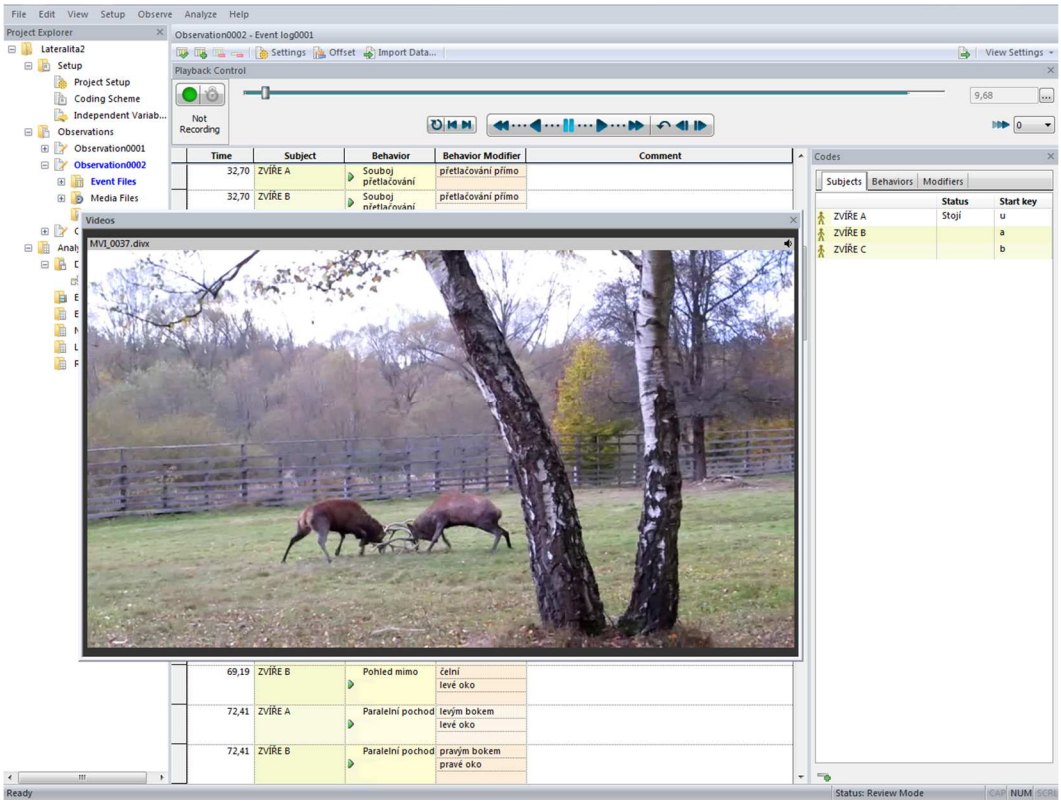
Obrázek č. 3 – Zaznamenávání souboje dvou samců jelena evropského na digitální fotoaparát v oboře Zátoň; fotografie © Adéla Jirsová

Obrázek č. 4 – Pozorování jelenů při krmení ve večerních hodinách; fotografie © Adéla Jirsová

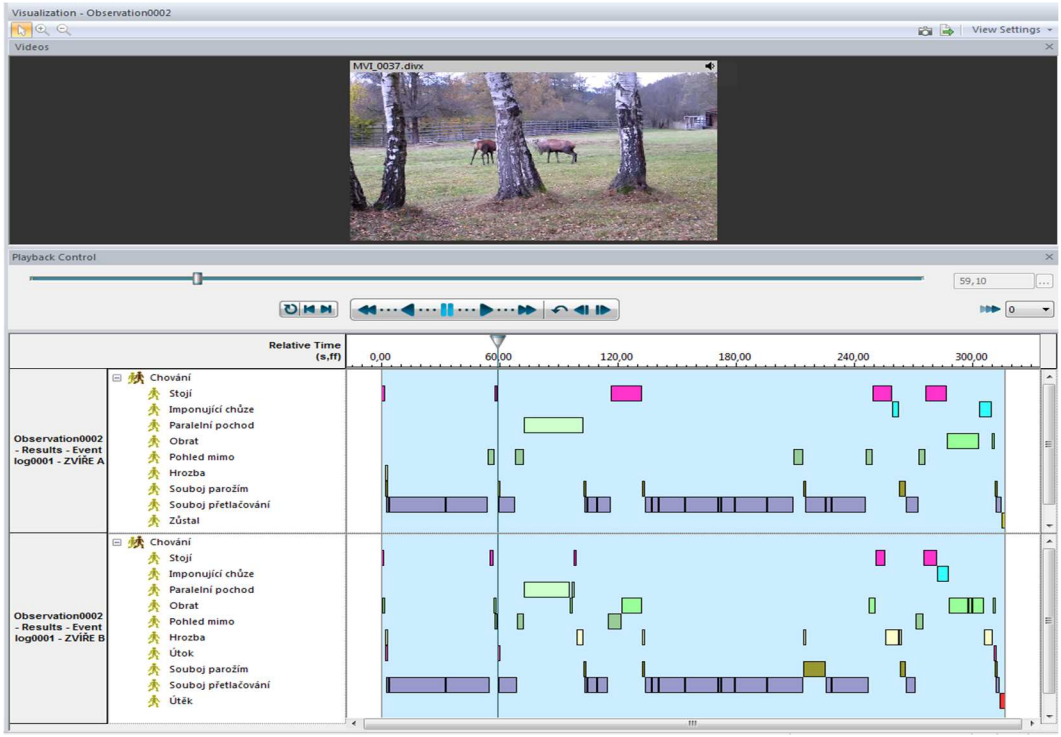
4.3 Zpracování videozáznamů

Pořízené videozáznamy byly zpracovávány v programu Noldus Observer. V tomto programu byly nastaveny jednotlivé aktivity, které se mohou vyskytnout v průběhu střetnutí dvou i více jeleních samců v období říje. V programu je možno video zpustit zpomaleně až 25 snímků za vteřinu, což umožňuje velmi podrobně pozorovat jednotlivé druhy chování a zároveň je i dále specifikovat. Předem nadefinované chování poté pouze vybereme z nabídky a program ho přiřadí k přesné desetině vteřiny záznamu.

Zvířata v každém video souboru byla náhodně označena jako ZVÍŘE A a ZVÍŘE B, pokud se do souboje zapojilo i zvíře třetí, tak ZVÍŘE C. Toto označení sloužilo pro lepší orientaci mezi zvířaty a nesouviselo s výsledkem jejich střetnutí. Poté byla každá jednotlivá aktivita zaznamenána pro dané zvíře. Jedna aktivita u jednoho zvířete byla vždy nahrazena aktivitou jinou, dvě aktivity nemohly být zaznamenány současně. Ideálním případem byl záznam souboje, kde mohlo být pozorováno, které zvíře bylo iniciátorem a které recipientem v souboji a také, kde bylo vidět, které zvíře se stalo vítězem a které poraženým. Ne všechny souboje byly zaznamenány takto od úplného začátku a až do konce. V některých případech to bylo způsobeno počátkem nahrávání již probíhajícího souboje, v jiných například složitým terénem v dané lokalitě a nemožností natočit souboj až do konce, jelikož jelení souboje probíhají často na velkém území. Řada postojů nemohla být v analýze vyhodnocena, protože na nich nebyla zřetelné pravo či levostrannost. Například při souboji čelem proti sobě.



Obrázek č. 5 – Práce v programu Observer



Obrázek č. 6 – Analýza jednoho střetnutí mezi jeleny pomocí programu Observer

4.4 Analýza dat

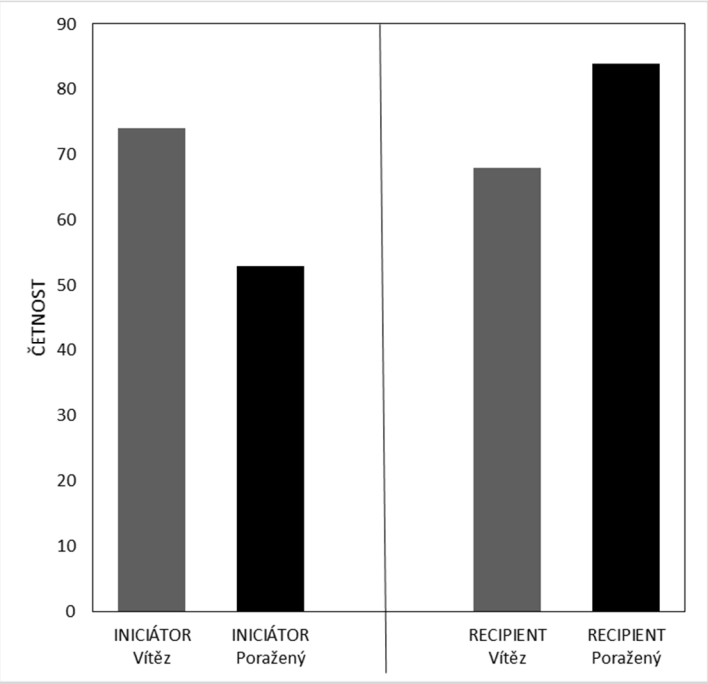
Data byla analyzována pomocí softwaru SAS (verze 9.4, SAS Institute Inc.). K analýze úlohy laterality při agonistickém chování byl použit zobecněný lineární smíšený model pro binární data (dále GLMM, PROC GLIMMIX) s použitím logitu. Abychom se vyrovnali s opakovaným měřením, byla jako náhodný efekt použita identita zúčastněného jelena. V prvním GLMM byla testována pravděpodobnost, že vítězství v souboji souvisí s jeho iniciací. V dalším GLMM se testovalo, na které oko bude iniciátor přistupovat ke svému soupeři. Model byl sestaven tak, že testoval pravděpodobnost, že jelen bude přistupovat ke svému oponentovi na pravé oko (tzn. pod kontrolou levé hemisféry). V prvním modelu se testoval přístup z pravé strany bez rozlišení chování a následně byl celý průběh souboje rozdělen na jeho jednotlivé části tak, jak je můžeme etologicky pozorovat. Jde tedy o troubení, paralelní pochod, vlastní souboj parožím a pohled mimo. Každá tato část byla počítána samostatným GLMM.

4.4.1 Definice používaných výrazů

- Souboj – jde střet mezi samci, ke kterému dochází nejčastěji parožím, kdy soupeři dělají navzájem výpady nebo skáčou. Paroží je zablokováno do paroží oponenta a protivníci se přetlačují a velmi energicky a důrazně soupeří (McElligott et al., 1998).
- Paralelní pochod – ritualizované chování, kdy dva jelení samci pochodují bok po boku (Clutton-Brock et al., 1979).
- Pohled mimo - funkční signál tlumící agresi (Bartoš, 1982).
- Troubení – druh vokalizace dospělého samce jelena v období říje (McElligott a Hayden, 1999).
- Iniciátor – jelen, který iniciuje začátek souboje tím, že se přiblíží k oponentovi (Bartoš et al., 2007).
- Recipient – jelen, který nevyvolává souboj, ale přistupuje na něj po zahájení iniciátorem.
- Vítěz – jelen, který zůstal na místě střetnutí po útěku poraženého, bez ohledu na to, jestli jejich vzájemné střetnutí vyústilo v přímý souboj nebo ne (Bartoš et al., 2007).
- Poražený – jelen, který utekl po prohraném souboji od svého soupeře.

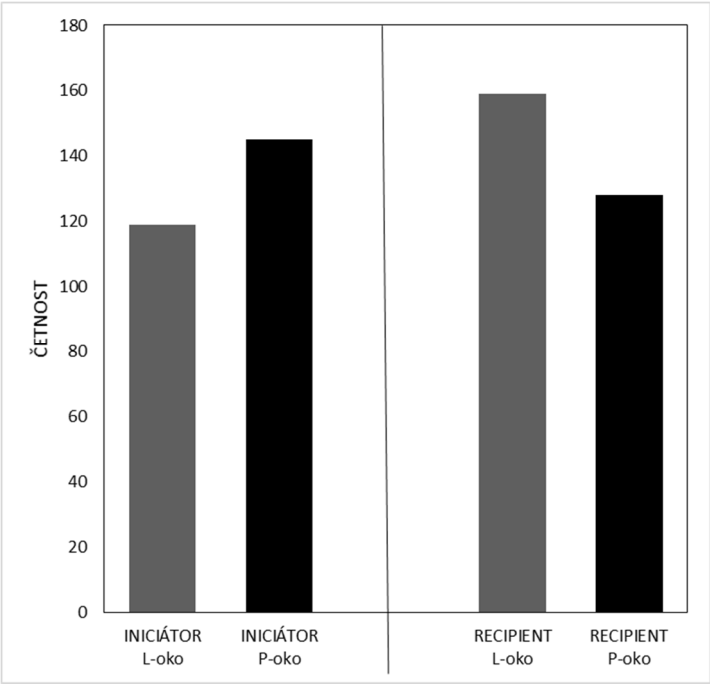
5 Výsledky

Pravděpodobnost, že vítěz souboje byl i jeho iniciátorem vyšla na hranici signifikantnosti ($F_{(1,43.84)} = 3.81, p = 0.0573$). Z tohoto však můžeme říci, že existuje silná tendence k tomu, že je vítěz také iniciátorem interakce. Šance, že iniciátor bude i vítězem je 15 krát větší, než že by vítězem byl recipient (Odds Ratio = 15.209).



Graf č. 1 – Přehled četností kdy se iniciátor, či recipient stal vítězem, či poraženým

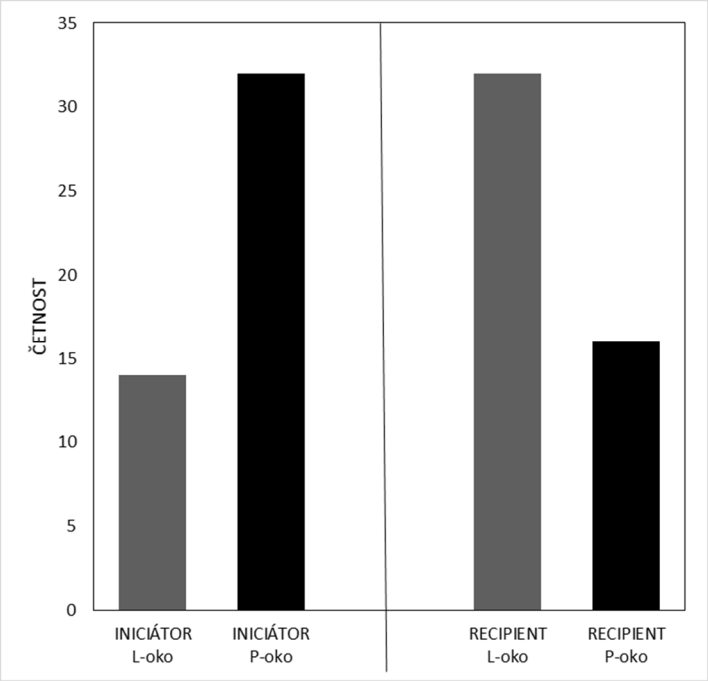
Iniciátor bez ohledu na strukturu chování přistupoval k recipientovi statisticky signifikantně pravděpodobněji na pravé oko ($F_{(1,75.97)} = 5.62, p = 0.0203$). Šance přístupu iniciátora z pravé strany je téměř 6 krát větší (Odds Ratio = 5.759).



Graf č. 2 – Iniciátor přistupoval k recipientovi bez ohledu na strukturu chování pravděpodobněji na pravé oko

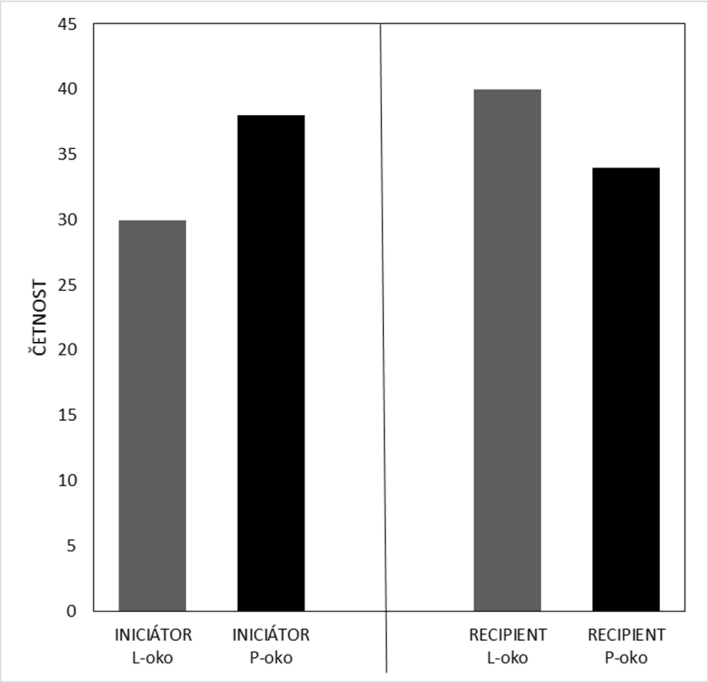
V kategorii troubení nebyl zaznamenán ani jeden případ, kdy by k tomu došlo jinak, než při postoji čelem k sobě.

U paralelního pochodu byl statisticky signifikantně prokázán přístup iniciátora k recipientovi z pravé strany ($F_{(1,21.39)} = 4.39, p = 0{,}0483$). Šance, že iniciátor bude zahajovat souboj se soupeřem na své pravé straně, byla téměř 40 krát větší, než že by tomu bylo naopak (Odds Ratio = 39.051).



Graf č. 3 – Při paralelním pochodu přistupoval iniciátor k soupeři pravděpodobněji na pravé oko

U přímého fyzického souboje parožím byla opět prokázána pravděpodobnost přístupu na pravou stranu ($F_{(1,26.25)} = 4.70, p = 0.0395$). Šance, že iniciátor přímého souboje bude začínat na svou pravou stranu je zde téměř 8 krát větší, než naopak (Odds Ratio = 7.867).



Graf č. 4 – Při souboji opět iniciátor přistupuje pravděpodobněji na pravé oko

Preference pravého oka se u pohledu mimo neprojevila signifikantně ($F_{(1,43.89)} = 2.52, p = \mathrm{NS}$).

6 Diskuze

Prvním výsledkem této práce bylo, že iniciátor souboje bude s větší pravděpodobností i jeho vítězem. Clutton-Brock et al. (1979) na základě jejich studie také na jelenech evropských uvádějí, že jeleni se ve snaze zabránit zranění při souboji mohou snažit ukončit souboj dříve, než dojde k přímému fyzickému střetnutí. Postup agonistických interakcí mezi jeleny má poměrně přísně stanovená pravidla, která jsou striktně dodržována oběma oponenty. První přichází vokalizace, tedy troubení, po kterém následuje paralelní pochod a až po něm dojde k přímému fyzickému střetnutí mezi dvěma samci. Souboj může být ukončen v jakékoli této fázi. Pokud si jelen není jistý svou šancí na výhru, tak se snaží fyzickému souboji vyhnout a střetnutí ukončit již ve fázi troubení nebo paralelního pochodu. Toto se potvrdilo i u daňků evropských, kde při pozorování 205 soubojů bylo 83% bez přímého fyzického kontaktu, protože se vždy jeden z účastníků rozhodl souboj ukončit, buď po troubení, nebo po paralelním pochodu (Bartoš et al., 2007). Výsledky naší práce říkají, že šance, že vítězem souboje bude jeho iniciátor, je 15 krát větší, než že by souboj vyhrál recipient. To souhlasí s výsledky dalších dvou zmiňovaných prací, jelikož jelen, který souboj iniciuje, odhaduje možnou výhru, proto nenechá setkání ukončit před přímým střetnutím a snaží se porazit nebo dokonce zranit soupeře v souboji.

Z výsledků bez rozlišení jednotlivého chování, je zřejmé, že iniciátor souboje přistupoval ke svému soupeři s významnou pravděpodobností ze své pravé strany, tedy soupeře vnímá pravým okem. Z čehož plyne, že tyto informace jsou zpracovávány v levé hemisféře, tedy rutinně. To by znamenalo, že každoročně se opakující říje a s ní spojené souboje jsou pro jeleny rutinní záležitostí, jelikož jeleni trénují souboje i mimo říji a potyčky v podobě přetlačování parožím jsou běžné po celou dobu od vytlučení do shození paroží (Bartoš, 1982).

Z analýzy dat pro jednotlivé druhy chování opět signifikantně vyšlo, že iniciátor přistupuje k soupeři z pravé strany a to i při přímém kontaktu parožím. Tyto výsledky jsou odlišné od výsledků z bakalářské práce, kde vyšlo, že dokud nedojde k přímému fyzickému kontaktu, tedy zejména při paralelním pochodu, přistupuje iniciátor častěji ze své pravé strany, ale když dojde na parožní kontakt a k přetlačování, začíná iniciátor útočit ze své levé strany, tedy informace začne zpracovávat pravá hemisféra, která se soustředí na neobvyklé prvky a prvky agresivity (Jirsová, 2014), což se po doplnění dat již neprokázalo. Z výsledků

pro paralelní pochod můžeme usuzovat, že jelen, který iniciuje celý souboj, tak udává rytmus paralelnímu pochodu a před přímým fyzickým kontaktem se snaží dostat do pozice, která je pro něho výhodnější a tím i pak celý souboj vyhraje. Tyto výsledky souhlasí s výsledky na daňcích, kde vyšlo, že iniciátor pravděpodobněji ukončuje paralelní pochod a přechází do souboje, pokud má soupeře na své pravé straně (Jennings, 2012). Eskalování paralelního pochodu do přímého souboje se soupeřem na pravé straně, by mohlo souviset s pravostrannou asymetrií, jak se původně někteří autoři domnívali (Alvarez, 1995; Pélabon a Joly, 2000). Avšak Jennings (2012) uvádí, že v jejich populaci daňka evropského nebylo prokázáno, že by pravý paroh byl větší a silnější než levý. A v této diplomové práci nebyla velikost paroží posuzována. Alvarez (1995) píše o tendenci používat při souboji přednostně pravý paroh, ale zde se spíše ukazuje, že systém pravého oka a levé hemisféry poskytuje mnohem lepší posouzení oponenta, než opačná strana (Jennings, 2012). Pravostranné preference při agonistických interakcích byly pozorovány u kostnatých ryb (Reddon a Balshine, 2010; Arnott et al., 2011), což je však v rozporu s pozorováními na jiných obratlovcích, jako jsou dželady nebo anolisové, kde šlo zejména o preferenci levé strany (Hews a Worthington, 2001; Austin a Rogers, 2012).

Lze tedy říci, že souboje jelenů v říji jsou natolik časté, kdy se uplatňuje rutina používání paroží jako zbraně, a proto zde pozorujeme preferenci pravé strany. Ještě můžeme brát v potaz názor, že upřednostnění pravého oka, tedy levé hemisféry, při souboji, může snižovat vynaložené náklady na daný souboj, protože může zastínit vliv pravé hemisféry, která preferuje agresivitu a útoky (Rogers et al., 1985).

7 Závěr

- Literární rešerše této práce se zabývá charakteristikou jelena evropského, je zde popsán průběh říje a jednotlivých soubojů. Další kapitola je věnována lateralitě mozku ve vztahu k agonistickým interakcím u různých druhů obratlovců.
- Výzkumná část práce probíhala v oboře Zátoň, kde byly pořizovány videozáznamy soubojů jelenů evropských v období říje a dále byly použity videozáznamy z farem Žalany a Podlesko a z obory Milešov.
- Po zpracování videonahrávek v programu Noldus Observer byla data analyzována v softwaru SAS (verze 9.4, SAS Institute Inc.).
- Výsledkem prvního testu bylo, že iniciátor souboje bude pravděpodobněji i jeho vítězem.
- Další výsledky ukazují na signifikantní pravostrannou preferenci při všech fázích střetnutí dvou samců jelena evropského.
- Hypotéza tedy nebyla potvrzena, byla zde prokázána preference použití pravého oka, tedy levé hemisféry, i při útoku a přímém fyzickém kontaktu.

Tyto výsledky by mohly souhlasit s výsledky Jenningse z roku 2012, který se ovšem zabýval jinými aspekty soubojů.

8 Seznam použité literatury

Allen, S. P., Maden, M., Price, J. S. 2002. A role for retinoic acid in regulating the regeneration of deer antlers. Developmental Biology. 251. 409-423.

Alvarez, F. 1995. Functional directional asymmetry in fallow deer (Dama dama) antlers. Journal of Zoology. 236. 563–569.

Ariyomo, T. O., Watt, P. J. 2013. Aggression and sex differences in lateralization in the zebrafish. Animal Behaviour. 86. 617—622.

Arnott, G., Elwood, R. W. 2009. Assessment of fighting ability in animal contests. Animal Behaviour. 77. 991-1004.

Arnott, G., Ashton, C., Elwood, R. W. 2011. Lateralization of lateral displays in convict cichlids. Biology Letters. 7. 683-685.

Austin, N. P., Rogers, L. J. 2007. Asymmetry of flight and escape turning responses in horses. Laterality. 12. 464–474.

Austin, N. P., Rogers, L. J. 2012. Limb preferences and lateralisation of aggression, reactivity and vigilance in feral horses, *Equus caballus.* Animal Behaviour. 83. 239-247.

Austin, N. P., Rogers, L. J. 2014. Lateralization of agonistic and vigilance responses in Przewalski horses (*Equus przewalskii*). Applied Anima Behaviour Science. 151. 43-50.

Baraud, I., Buytet, B., Bec, P., Blois-Heulin, C. 2009. Social laterality and 'transversality' in two species of mangabeys: influence of rank and implication for hemispheric specialization. Behavioural Brain Research. 198. 449–458.

Bartoš, L. 1982. Reproductive and social aspects of the behaviour of „white´´ Red Deer. Säugetierkundliche Mitteilungen. 30. 89-117.

Bartoš, L. 22.11.2012, pers. comm.

Bartoš, L., Bahbouh, R., 2006. Antler size and fluctuating asymmetry in red deer (Cervus elaphus) stags and probability to become a harem holder in rut. Biological Journal of the Linnean Society. 87. 59-68.

Bartoš, L., Fričová, B., Bartošová-Víchová, J., Panamá, J., Šustr, P., Šmídová, E. 2007. Estimation of the probability of fighting in fallow deer (*Dama dama*) during the rut. Aggressive behaviour. 33. 7-13.

Bartoš, L., Bubenik, G. A. 2011. Relationships between rank-related behaviour, antler cycle timing and antler growth in deer: behavioural aspects. Animal Production Science. 51. 303-310.

Bartoš, L., Bubenik, G. A., Kužmová, E. 2012. Endocrine relationships between rank - related behavior and antler growth in deer. Frontiers in Bioscience. E4. 1111-1126.

Beninde, J. 1937. Zur Natur geschichte des Rothirches. Monographie der Wildsaugetiere. Vol. 4. P. Schops. Leipzig. p. 240.

Berglund, A., Bisazza, A., Pilastro, A. 1996. Armaments and ornaments: An evolutionary explanation of traits of dual utility. Biological Journal of the Linnean Society. 58. 385-399.

Bermond, B., 2001. A neuropsychological and evolutionary approach to animal consciousness and animal suffering. Animal Welfare. 10. 47-62.

Bisazza, A, De Santi, A. 2003. Lateralization of aggression in fish. Behavioural Brain Research. 54. 1273-1281.

Bisazza, A., Rogers, L. J., Vallortigara, G. 1998. The origins of cerebral asymmetry: A review of evidence of behavioural and brain lateralisation in fishes, reptiles and amphibians. Neuroscience and Biobehavioral Reviews. 22. 411-426.

Bowling, A. T., Ruvinsky, A. 2000. Genetic aspects of domestication, breeds and their origins. In: Bowling, A. T., Ruvinsky, A. (eds.). The Genetics of the Horse. CABI. Wallingford. p. 25-52. ISBN: 9780851999258.

Bowling, A. T., Zimmermann, W., Ryder, O., Penado, C., Peto, S., Chemnick, L., Yasinetskaya, N., Zharkikh, T. 2003. Genetic variation in Przewalski's horses, with special focus on the last wild caught mare, 231 Orlitza III. Cytogen. Genome Research. 102. 226-234.

Briffa, M., Hardy, I. C. W. 2013. Animal Contests. Cambridge University Press. Cambridge. p. 379. ISBN: 9780521887106.

Briffa, M., Sneddon, L. U. 2007. Physiological constraints on contest behaviour. Functional Ecology. 21. 627-637.

Bubenik, A. B. 1990a. Epigenetical, Morhological, Physiological, and Behavioral Aspects of Evolution of Horns, Pronghorns, And Antlers. In: Bubenik, A. B., Bubenik, G. A. (eds.). Horns, Pronghorns and Antlers: Evolution, Morphology, Physiology and Social Significance. Springer-Verlag. New York. p. 3-113. ISBN: 139781461389668.

Bubenik, G. A. 1990b. Neuroendocrine regulation of the antler cycle. In: Bubenik G. A., Bubenik, A. B. (eds.). Horns, Pronghorns and Antlers: Evolution, Morphology, Physiology and Social Significance. Springer-Verlag. New York. p. 265-297. ISBN: 139781461389668.

Cabanac, M. 1999. Emotion and phylogeny. The Japanese Journal of Physiology. 49. 1-10.

Cameron, A. G. 1923. The wild red deer of Scotland. Blacwood. Edinburgh. p. 256. ISBN: 9781905124602.

Casperd, J. M., Dunbar, R. I. M. 1996. Asymmetries in the visual processing of emotional cues during agonistic interactions by gelada baboons. Behavioural Processes. 37. 57—65.

Clutton-Brock, T. H. 1982. The functions of antlers. Behaviour. 79. 108-125.

Clutton-Brock, T. H., Albon, S. D., Gibson, R. M., Guinness, F. E. 1979. The logical stag: Adaptive aspects of fighting red deer (*Cervus elaphus* L.). Animal Behaviour. 27. 211-225.

Clutton-Brock, T. H., Guiness, F. E., Albon, S. D. 1982. Red deer. Behaviour and ecology of two sexes. Edinburgh University Press. Edinburgh. p. 378. ISBN: 0852244479.

Corbet, G. B. 1978. The mammals of the Palearctic region: A taxonomic review. British Museum. London. p. 587.

Dadda, M., Bisazza, A. 2006. Does brain asymmetry allow efficient performance of simultaneous tasks? Animal Behavior. 72. 523—529.

Davidson, R. J. 1995. Cerebral asymmetry, emotion, and affective style. In: Hugdahl, K. (ed.). Brain Asymmetry. The MIT Press. Cambridge. p. 361-387. ISBN: 0262083094.

Deckel, A. W. 1995. Laterality of aggressive responses in Anolis. Journal of Experimental Zoology. 272. 194—200.

Delpech, F., Suire, C. 1974. La faune mésolithique et postmésolithique du gisement de Rouffignac. Meon-Institut Art Préhistorique II Rouffignac. 2.

Demaree, H. A., Everhart, D. E., Youngstrom, E. A., Harrison, D. W. 2005. Brain lateralization of emotional processing: historical roots and a future incorporating “dominance”. Behaviour Cognitive Neroscience Review. 4. 3-20.

Deng, C., Rogers, L. J. 1997. Differential contributions of the two visual pathways to functional lateralization in chicks. Behavioural Brain Research. 87. 173-182.

Désiré, L., Boissy, A., Veissier, I. 2002. Emotions in farm animals: a new approach to animal welfare in applied ethology. Behavioural Processes. 60. 165-180.

Ellerman, J. R., Morrison-Scott, T. C. S. 1951. Check list of Palearctic and Indian mammals, 1758-1946. British Museum. London. p. 810.

Enquist, M., Leimar, O. 1983. Evolution of fighting behaviour: decision rules and assessment of relative strenght. Journal of Theoretical Biology. 102. 387-410.

Enquist, M., Leimar, O., Ljungberg, T., Mallner, Y., Sgerdahl, N. 1990. A test of the sequential assessment game: Fighting in the cichlid fish *Nannacara anomala*. Animal Behaviour. 40. 1-14.

Feldhamer, G. A., McShea, W. J. 2012. Deer. The animal answer guide. The Johns Hopkins University Press. Maryland. p. 200. ISBN: 9781421403878.

Fletcher, T. J., Short, R. V. 1974. Restoration of libido in castrated red deer stag (*Cervus elaphus*) with oestradiol 17β. Nature. 248. 616-618.

Flerov, K. K. 1952. Fauna of the U.S.S.R. Vol. 1. Mammals: Musk deer and deer. USSR Academy od Sciences. Moscow. p. 257. ISBN: 1538667511.

Frasnelli, E., Vallortigara, G., Rogers, L. J. 2012. Left-right asymmetries of behaviour and nervous system in invertebrates. Neuroscience and Biobehavioral Reviews. 36. 1273-1291.

Goss, R. J. 1963. The deciduous nature of red deer antlers. In: Sognnaes, R. F. (ed.). Mechanisms of hard tissue destruction. No. 75. American Association for the Advancement of Science. Washngton D.C. p. 339-369. ISBN: 9781258424855.

Goss, R. J. 1969a. Photoperiodic control of antler cycles in deer. I. Phase shift and frequency changes. Experimental Zoology. 170. 311-324.

Goss, R. J. 1969b. Photoperiodic contro of antler cycles in red deer. II. Alteration in amplitude. Experimental Zoology. 171. 223-234.

Goss, R. J. 1983. Deer Antlers: Regeneration, Function and Evolution. Academic Press, Inc. New York. p. 316. ISBN: 0122930800.

Hews, D. K., Worthington, R. A. 2001. Fighting from the right side of the brain: left visual field preference during aggession in free-ranging male tree lizards (*Urosaurus ornatus*). Brain Behavioural Evolution. 58. 356-361.

Hewson, C. J. 2003. What is animal welfare? Common definitions and their practical consequences. The Canadian Veterinary Journal. 44. 496-499.

Howard, K. J., Rogers, L. J., Boura, A. L. A. 1980. Functional lateralization of the chicken forebrain revealed by use of intracranical glutamate. Brain Research. 188. 369-382.

Immelmann, K., Beer, C. 1989. A Dictionary of Ethology. Harvard University Press. London. p. 341. ISBN: 0674205065.

Jacobson, H. A., Waldhalm, S. J. 1992. Antler cycles of a white-tailed deer with congenital anophthalmia. In: Brown, R. D. (ed.). The Biology of Deer. Springer-Verlag. New York. p. 520-524. ISBN: 9781461227823.

Jaczewski, Z. 1954. The effect of changes in lenght of daylight on the growth of antlers in deer (*Cervus elaphus* L.). Folia Biologica. 2. 133-143.

Jennings, D. J. 2012. Right-sided bias in fallow deer terminating parallel walks: evidence for lateralization during a lateral display. Animal behaviour. 83. 1427-1432.

Jennings, D. J. 2014. Information gathering during contests: The relationship between lateralisation and contestant behaviour during fallow deer fights. Behavioural Processes. 103. 278-282.

Jennings, D. J., Gammell, M. P., Carlin, C. M., Hayden, T. J. 2002. Does lateral presentation of the palmate antlers during fights by fallow deer (*Dama* L.) signify dominance or submission? Ethology. 108. 389-401.

Jennings, D. J., Gammell, M. P., Carlin, C. M., Hayden, T. J. 2003. Is the parallel walk between competing male fallow deer (*Dama dama*) a lateral display of quality? Animal Behaviour. 65. 1005-1012.

Jennings, D. J., Hayden, T. J., Gammell, M. P. 2013. Personality and predictability in fallow deer fighting behaviour: the relationship with mating success. Animal Behaviour. 86. 1041-1047.

Jirsová, A. 2014. Úloha laterality mozku v agonistickém chování jelena evropského. Bakalářská práce. Česká zemědělská univerzita v Praze. Fakulta agrobiologie, potravinových a přírodních zdrojů. Praha. 37 s.

Jozet-Alves, C., Viblanc, V. A., Romagny, S., Dacher, M., Healy, S. D., Dickel, L. 2012. Visual lateralization is task and age dependent in cuttlefish, Sepia officinalis. Animal Behaviour. 83. 1313—1318.

Kruuk, L. E. B., Slate, J., Pemberton, J. M., Brotherstone, S., Guinness, F., Clutton-Brock, T., 2002. Antler size in red deer: Heritability and selection but no evolution. Evolution. 56. 1683-1695.

Larose, C., Richard-Yris, M.-A., Hausberger, M., Rogers, L. J. 2006. Laterality of horses associated with emotionality in novel situations. Laterality. 11. 355–367.

Laštůvka, Z., Gaisler, J., Krejčová, P., Pelikán, J. 1996. Zoologie pro zemědělce a lesníky. Konvoj. Brno. 266 s. ISBN: 8085615509.

Leliveld, L. M. C., Langbein, J., Puppe, B. 2013. The emergence of emotional lateralization: Evidence in non-human vertebrates and implications for farm animals. Applied Animal Behaviour Science. 145. 1-14.

Lincoln, G. A., Guinness, F. E. 1973. The sexual signifikance of the rut in red deer. Reproduction, Fertility and Development. 19. 475-489.

Lincoln, G. A., Guinness, F. E., Short, R. V. 1972. The way in which testosterone controls the social and sexual behaviour of the red deer stag (*Cervus elaphus*). Hormones and Behaviour. 3. 375-396.

Lincoln, G. A., Youngson, R. W., Short, R. V. 1970. The social and sexual behaviour of the red deer stag. Reproduction, Fertility and Development. 11. 71-103.

MacNeilage, P. F., Rogers, L. J., Vallortigara, G. 2009. Origins of the left and right brain. Scientific American. 301. 60-67.

Maynard Smith, J., Harper, D. 2003. Animal Signals. Oxford University Press. Oxford. p. 176. ISBN: 9780198526858.

McElligott, A. G., Mattiangeli, V., Mattinello, S., Verga, M., Reynolds, C. A., Hayden, T. J. 1998. Fighting tactics of fallow bucks (*Dama*, Cervidae): Reducting the risks of serious conflict. Ethology. 104. 789-803.

McElligott, A. G., Hayden, T. J. 1999. Context-related vocalizations rates of fallow bucks, Dama. Animal Behaviour. 58. 1095-1104.

McGreevy, P. D., Rogers, L. J. 2005. Motor and sensory laterality in thoroughbred horses. Applied Animal Behaviour Science. 92. 337–352.

McKenzie, R., Andrew, R. J., Jones, R. B. 1998. Lateralization in chicks and hens: new evidence for control of response by the right eye systém. Neuropsychologia. 36. 51-58.

Mendel, M., Burman, O. H. P., Paul, E. S. 2010. An integrative and functional framework for the study of animal emotion and mood. Proceedings of the Royal Society London B. 277. 2895-2904.

Morrison, J. A. 1960. Characteristics of estrus in captive elk. Behaviour. 26. 84-92.

Parker, G. A. 1974. Assesment strategy and the evolution of fighting behaviour. Journal of Theoretical Biology. 47. 223-243.

Payne, R. J. H., Pagel, M. 1996. Escalation and time costs in displays of endurance. Journal of Theoretical Biology. 183. 185-193.

Peck, A. L. 1965. Aristotle Historia Animalium, vol I. Harvard University Press. London. Book I-III.

Pélabon, C., Joly, P. 2000. What, if anything, does visual asymmetry in fallow deer antlers reveal? Animal Behaviour. 59. 193–199.

Pluháček, J. 2012. Vývojové vztahy mezi paroháči 2. Jeleni – dlouhonozí a početní. Živa. 3. 141-144.

Price, J. S., Allen, S. 2004. Exploring the mechanisms regulating regeneration of deer antlers. Philosophical Transactions of the Royal Society of London. B 359. 809-822.

Price, J. S., Allen, S., Faucheux, C., Althnaian, T., Mount, J. G. 2005. Deer antlers: a zoological curiosity or the key to understanding organ regeneration in mammals? Journal of Anatomy. 207 (5). 603-618.

Reddon, A. R., Balshine, S. 2010. Lateralization in response to social stimuli in a cooperatively breeding cichlid fish. Behavioural Processes. 85. 68–71.

Rogers, L. J. 2002. Lateralization in vertebrates: its early evolution, general pattern, and development. Advances in the Study of Behaviour. 31. 107—161.

Rogers, L. J. 2007. Lateralization in its many forms, and its evolution and development. Specifial Topics in Primatology. 5. 22-56.

Rogers, L. J. 2010. Relevance of brain and behavioural lateralisation to animal welfare. Applied Animal Behaviour Science. 127. 1-11.

Rogers, L. J., Zappia, J. V., Bullock, S. P. 1985. Testosterone and eye-brain asymmetry for copulation in chickens. Experientia. 41. 1447—1449.

Rogers, L., Andrew, R. J. 2002. Comparative Vertebrate Lateralization. Cambridge University Press. Cambridge. p. 672. ISBN: 9780521787000.

Rogers, L. J., Zucca, P., Vallortigara, G. 2004. Advantages of having a lateralized brain. Proceedings of the Royal Society London B. 271. 420—422.

Sankley, C., Henry, S., Clouard, C., Richard-Yris, M-A., Hausberger, M. 2011. Assymetry of behavioral responses to a human approach in young naive vs. Trained horses. Physiology and Behaviour. 104. 464-468.

Scott, J. P., Fredericson, E. 1951. The causes of fighting in mice and rats. Physiological Zoology. 24 (4). 273.

Silbermann, E. K., Weingartner, H. 1986. Hemispheric lateralization of functions related to emotion. Brain Cognition. 5. 322-353.

Syka, J. Mozek a kognitivní funkce [online]. Ústav experimentální medicíny AV ČR. 12. května 2006 [cit. 2015-12-3]. Dostupné z < http://archiv.otevrena-veda.cz/users/Image/default/C2Seminare/MultiObSem/105.pdf >.

Škaloud, V. Říjné chování [online]. Myslivost. Stráž myslivosti. [cit. 2015-4-1]. Dostupné z < http://www.myslivost.cz/Informace-pro-myslivce/vybrane-kapitoly-ze-zoologie-srstnate-zvere-(1)/Rijne-chovani-.aspx >.

Toga, A. W., Thompson, P. M. 2003. Mapping brain asymmetry. Nature Reviews Neuroscience. 4. 37-48.

Tommasi, L. 2009. Mechanisms and functions of brain and behavioural asymmetries. Philosophical transactions of the royal society. Biological Sciences. 364 (1519). 855-859.

Tucker, D. M. 1981. Lateral brain-function, emotion, and conceptualization. Psychological Bulletin. 89. 19-46.

Ullrey, D. E. 1983. Nutrition and antler development in white-tailed deer. In: Brown, R. D. (ed.). Antler Development in Cervidae. Caesar Kleberg Wildlife Research Institute. Kingsville. 49-59.

Vallortigara, G. 2006. Survival with an asymmetrical brain: advantages and disadvantages of cerebral lateralization. Behavioral Brain Sciences. 28. 575–633.

Vallortigara, G., Rogers, L. J., Bisazza, A. 1999. Possible evolutionary origins of cognitive brain lateralization. Brain Research Reviews. 30 (2). 164-175.

Vallortigara, G., Cozzutti, C., Tommasi, L., Rogers, L. J. 2001. How birds use their eyes: opposite left-right specialization for the lateral and frontal visual hemifield in the domestic chick. Current Biology. 11. 29-33.

Vallortigara, G., Snyder, A., Kaplan, G., Bateson., Clayton, N. S., Rogers, L. J. 2008. Are animals autistic savants? PLoS Biology. 6. 42.

Viret, J. 1961. Artiodactyla. In: Piveteau, J. (ed.). Traité de paléontologie VI. Masson. Paris. 1001-1021.

Walvius, M. R. 1961. A discussion of the size of recent red deer (*Cervus elaphus* L.) compared with prehistoric specimens. Beaufortia. 97. 75-82.

Wells, A. E. D., Blache, D. 2008. Horses do not exhibit motor bias when their balance is challenged. Animal. 2. 1645–1650.

Wells, D. L., Millsopp, S. 2009. Lateralised behaviour in the domestic cat, *Felis silvestris catus.* Animal Behaviour. 78. 537-541.

Zahavi, A. 1975. Male selection – A selection for a handicap. Journal of Theoretical Biology. 53. 205-214.